DOI:10.11931/guihaia.gxzw201903060

模拟践踏对中位泥炭藓叶绿素荧光特性的影响

范贝贝[1,2]，卜兆君[1,2*]，刘超[1,2]，胡雪凤[1,2]，陈永达[1,2]

（1. 东北师范大学地理科学学院长白山地理过程与生态安全教育部重点实验室，长春 130024；
2. 东北师范大学泥炭沼泽研究所国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室，长春 130024）

摘　要：人为践踏对湿地苔藓地被的影响一直不清楚。以采自长白山区月亮湾湿地开阔地的红型和林缘的黄绿型中位泥炭藓（*Sphagnum magellanicum*）为实验材料，室内模拟人为践踏，使用便携式调制叶绿素荧光仪，测定其叶绿素荧光参数，研究不同践踏强度、不同践踏轮次下，两类中位泥炭藓的荧光参数响应情况。结果显示：践踏第二轮，红型中位泥炭藓的 PSII 实际光量子产量[*Y*（II）]和相对电子传递速率（*ETR*）随践踏强度增大而减小，而黄绿型的践踏组均大于对照组；践踏结束时，红型的 *Y*（II）和 *ETR* 的践踏组均显著低于对照组，而黄绿型只有轻度践踏低于对照组；黄绿型泥炭藓践踏组的非调节性能量耗散量子产量[*Y*（*NO*）]甚至要低于对照组。研究表明，尽管泥炭藓属植物能耐受一定的践踏胁迫，但随着践踏轮次增多、强度增大，胁迫累积效应将强烈抑制其生长；多见于开阔地的红型泥炭藓对人为践踏的耐受能力低于林缘生境的黄绿型泥炭藓。湿地保护与管理中，应减少游人践踏干扰，尤其要严格控制开阔地生境的游人进入。

关键词：人为践踏，苔藓植物，叶绿素荧光参数，湿地，泥炭

Effect of simulated trampling on the chlorophyll fluorescence characteristics of *Sphagnum magellanicum*

FAN Beibei[1,2], BU Zhaojun[1,2*], LIU Chao[1,2], HU Xuefeng[1,2], CHEN Yongda[1,2]

(1. *Key Laboratory of Geographical Processes and Ecological Security in Changbai Mountains, Ministry of Education, School of Geographical Sciences, Northeast Normal University*, Changchun 130024, China;
2. *State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, Institute for Peat and Mire Rsearch, Northeast Normal University*, Changchun 130024, China)

Abstract: It is still unclear whether and how anthropogenic trampling influence wetland bryophyte layer. Red and yellow-green *Sphagnum magellanicum* growing in the open area and forest margin of Yueliangwan wetland, respectively, in the Changbai Mountains were chosen as study materials. A portable pulse-amplitude modulation fluorometer was used in this study to measure chlorophyll fluorescent parameters. We analyzed the fluorescent responses of the two types of *S. magellanicum* to trampling intensities and trampling rounds by simulating anthropogenic trampling indoor. Effective PSII quantum yield [*Y*(II)] and electron transport rate (*ETR*) of red *S. magellanicum* decreased with trampling intensity increase, while those of yellow-green type increased with trampling in the second round of trampling. *Y*(II) and *ETR* of red-type *S. magellanicum* under anthropogenic trampling were significantly lower than

---

基金项目：国家自然科学基金（41471043，41871046）；国家重点研发计划项目（2016YFC0500407）；吉林省科技发展计划项目（20190101025JH）[Supported by National Natural Science Foundation of China (41471043, 41871046); The National Key Research and Development Project (2016YFC0500407); Jilin Provincial Science and Technology Development Project (20190101025JH)]。

作者简介：范贝贝（1994-），女，山东青岛人，硕士研究生，主要研究方向为湿地生态学，(E-mail)fanbb240@nenu.edu.cn。
***通信作者：**卜兆君，博士，教授，主要研究方向为湿地生态学，(E-mail)buzhaojun@nenu.edu.cn。

those in control group, while for yellow-green type they under lightly trampling were lower in comparison to those in control group. Non-regulated energy dissipation [*Y*(*NO*)] of yellow-green *S. magellanicum* decreased with trampling. Our results indicated that *Sphagnum* can tolerate certain trampling stress, but its growth would be strongly inhibited by the cumulative effect of the stress. Our study also suggest that yellow-green *S. magellanicum* in forest margin is more tolerant to trampling than red-type in the open area. Tourist trampling in wetlands especially the open area should be reduced or even strictly forbidden in the protection and management of wetlands in the future.

Key Words: anthropogenic trampling, bryophyte, chlorophyll fluorescence parameters, wetland, peat

随着自然景观开发力度逐年增强，人为践踏对植被盖度、物种组成多样性均产生不良影响，甚至引起外来物种或杂草入侵风险的增加，加剧了生态系统的退化（Pertierra et al., 2013; Barros et al., 2013）。目前，对于践踏胁迫的研究主要集中在维管植物方面（Pescott & Stewart , 2014）。泥炭藓属（*Sphagnum*）植物作为大多泥炭地的主要固碳植物，对于全球的碳循环具有重大意义（Mcneil & Waddington , 2003）。该类植物没有根作支撑，茎的细胞构造也较为单一，没有维管束构造，疏导作用不强，受到践踏的威胁可能更严重，而日益增多的游人的人为践踏对泥炭藓会产生怎样的影响尚无报道。

光合作用是植物进行生长发育最重要的生理过程。叶绿素荧光包含着光能的传递与分配、光抑制和光破坏状态等光合作用过程的重要信息（高桂青等，2019），其非接触、非侵入的测量特性，极大地推进了对泥炭藓植物光合作用及相关保护机制的研究进程（Proctor & Smirnoff , 2015）。已有研究表明，清除周围植被（Laine et al., 2015）、模拟增温（Gerdol & Vicentini , 2011）、增加氮沉降（Granath et al., 2009）均会对锈色泥炭藓（*Sphagnum fuscum*）的叶绿素参数产生显著影响。

种子植物中，同一物种在不同环境中因水分、光照、养分不同而呈现不同形态甚至生态型（周婵，2004）。此外，苔藓植物中，不同生境条件下同一植物的形态差异也很大。在湿地中，一些成丘的苔藓植物可因光照强度的不同而表现出不同颜色。在遮阴环境中，它们往往呈绿色，在光照充足的生境，它们则呈红色或褐色（Hooijmaijers, 2008）。Laine（2011）和 Manninen et al.（2011）发现不同颜色的泥炭藓对于光照强度、氮胁迫表现出不同的耐受力。然而，不同颜色的泥炭藓对践踏胁迫会有怎样的响应差异性尚不可知。

本研究以长白山区二道白河镇月亮湾湿地开阔地的红型和林缘遮阴生境下的黄绿型中位泥炭藓（*Sphagnum magellanicum*）为实验材料，研究践踏胁迫对不同形态的泥炭藓叶绿素荧光参数的影响，我们意欲验证假设：（1）随着践踏强度以及践踏轮次的增大、增多，中位泥炭藓初始荧光（F_0）增大，PSII 最大光化学效率（F_v/F_m）、PSII 实际光量子产量[*Y*（II）]、相对电子传递速率（*ETR*）减小，但植物可以通过自身调节性能量耗散的量子产量[*Y*（*NPQ*）]、非调节性能量耗散的量子产量[*Y*（*NO*）]、非光化学淬灭系数（*NPQ*）等相关机制减少自身损伤，甚至超过自身光合水平；（2）黄绿型中位泥炭藓相对于红型中位泥炭藓将有更强的践踏胁迫抵御能力。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

长白山二道白河镇月亮湾湿地属于温带季风气候，冬长夏短，年平均气温仅为 2.2 ℃，最热的七月份平均气温为 27.9 ℃，最冷的一月份平均气温为-26.6 ℃，年降水量约为 780 mm，全年无霜期仅为 110 d 左右，结冻期甚长，最大冻土深度两米有余（郭红，2007）。该湿地以中位泥炭藓占据面积最大，多形成相对低矮的藓丘，盖度均在 90%以上，伴生苔草（*Carex* sp.）植物形成草本层,在局部近林处，锈色泥炭藓形成较大藓丘，草本植物稀疏，偶有低矮长白落叶松（*Larix olgensis*）生长。

1.2 实验材料

2016 年 12 月在研究地选择开阔处的红型中位泥炭藓以及遮阴处的黄绿型中位泥炭藓为实验材料，清理雪被后，用铁锹挖取完整的泥炭藓地块运回实验室。室内挑选生长状况相近的两类中位泥炭藓，截取其上部 8 cm，依据野外自然密度，整齐放入高 7 cm、顶部直径 12 cm，底部直径 7 cm 的乙烯杯中，并于当

天放入人工气候箱中。

1.3 实验设计

1.3.1 室内模拟践踏

将挖取的泥炭藓完整放置在大型塑料盆中，待植株间的冰雪融化后，一体重为 50 kg 的人，在其上进行随机踩踏，测量并计算每个践踏脚印下，泥炭藓下陷深度与其长度的比值的均值，记为 A（A≈1/3）。将截取后装杯的 8 cm 的泥炭藓用自制的践踏器模拟人为践踏，直至下陷深度与泥炭藓的高度比值与 A 相近，得到的砝码重量就相当于一个 50 kg 的人的体重。经测验得到，践踏器的质量约为 331 g，践踏时距离苔藓头状枝处约 3 cm。

1.3.2 室内践踏实验

在长白山湿地，人为践踏较为严重的时期为夏季采集经济作物时期。依据野外的昼夜情况设置气候箱的培养条件如下：光周期为 14 h / 10 h，相应的光强为 7500 lx / 0 lx，温度为 20 ℃，相对湿度为 73 %，并通过施加蒸馏水保持水位在 2 cm，每天随机调换每杯样品的位置，以保证每层中的泥炭藓获得同样的光强条件。

室内移栽生长 9 d 后，用砝码模拟人为践踏处理。设 4 个践踏处理水平：不践踏(对照)、轻度践踏（每隔 7 d 践踏 1 次）、中度践踏（每隔 7 d 践踏 4 次）和重度践踏（每隔 7 d 践踏 8 次）。共进行 3 轮践踏。实验样品为 3 个重复，每次的践踏时间为上午 9 点半，10 点开始使用便携式调制叶绿素荧光仪（PAM2500）进行叶绿素荧光参数的测定，之后每隔 2 h 测定一次，总共重复 5 次，计算其均值。实验累计测定 360 次。测定的参数包括初始荧光（F_0）、PSII 最大光化学效率（F_v/F_m）、PSII 实际光量子产量[Y（II）]、调节性能量耗散的量子产量[Y（NPQ）]、非调节性能量耗散的量子产量[Y（NO）]、相对电子传递速率（ETR）、非光化学淬灭系数（NPQ）。

1.4 数据处理及分析

使用 SPSS19.0 进行数据处理与统计分析。应用重复测量方差分析（Repeated measure ANOVA）对不同践踏轮次的中位泥炭藓的叶绿素荧光参数变化情况进行统计分析，并将数据按照践踏强度进行分组，运用最小显著差数法（LSD）进行两两比较；使用单因素方差分析（One-way ANOVA），统计分析同一践踏轮次中，践踏强度对荧光参数的影响，以及践踏结束后不同践踏强度、不同类别中位泥炭藓高度变化情况。显著水平设置为 α=0.05。

2 结果

2.1 践踏胁迫对中位泥炭藓形态特征的影响

践踏实验结束后发现，践踏未对两类泥炭藓叶片造成肉眼可辨识的损伤，但植株高度明显压缩且未能恢复（图 1）。对照组的红型中位泥炭藓生长高度低于黄绿型中位泥炭藓（P=0.013）；随着践踏强度的增大，两类中位泥炭藓的植株高度均不断下降，各践踏强度下的植株高度差异性显著（P<0.001）（表 1）。

表 1 红型、黄绿型中位泥炭藓在不同践踏强度下的高度变化(平均值±标准偏差) (cm)

Table 1 Height of red and yellow-green *Sphagnum magellanicum* under different trampling intensities (mean±SD) (cm)

类别 Type	对照 Control	轻度践踏 Lightly trampling	中度践踏 Moderately trampling	重度践踏 Severely trampling
红型 Red	8.57±0.06 Ba	6.37±0.15 b	5.47±0.12 c	4.70±0.17 d
黄绿型 Yellow-green	8.97±0.15 Aa	6.30±0.17 b	5.60±0.10 c	4.90±0.10 d

注：不同小写字母表示同类型中位泥炭藓不同践踏强度之间差异显著(P＜0.01)，不同大写字母表示相同践踏强度不同类型中位泥炭藓之间差异显著(P＜0.05)。

Note: Different small letters indicated significant difference among different trampling intensities with the same type *Sphagnum magellanicum* (P＜0.01). Different capital letters indicated significant difference between two types of *S. magellanicum* with the same trampling intensities (P＜0.05).

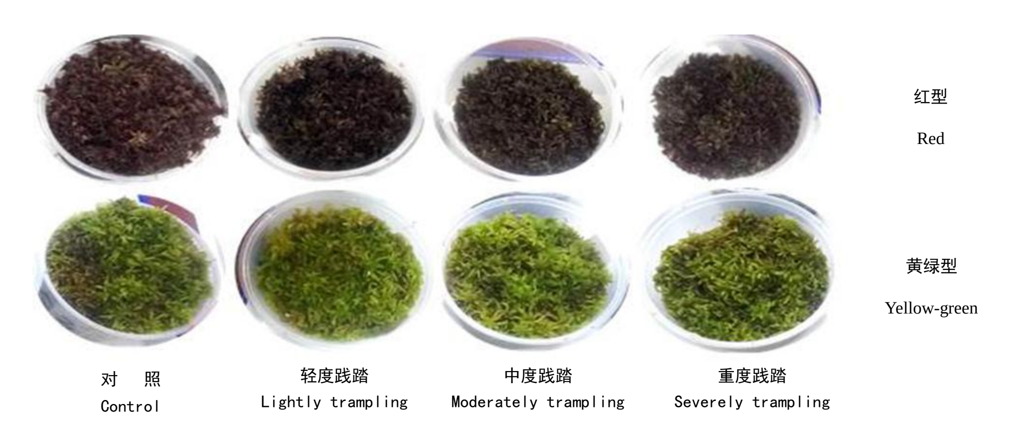


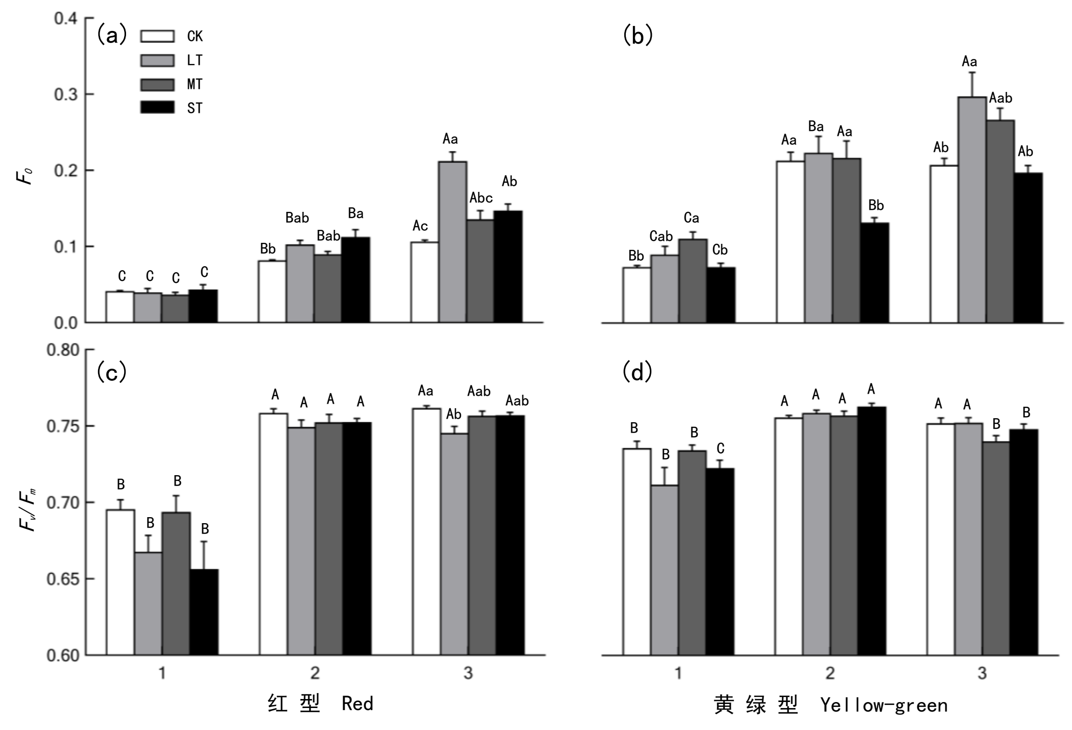
图 1 3 轮践踏后红型和黄绿型中位泥炭藓

Fig. 1 Red and yellow-green *Sphagnum magellanicum* after 3 times of trampling

2.2　践踏胁迫对中位泥炭藓 F_0 和 F_v/F_m 的影响

红型泥炭藓的 F_0 随践踏轮次增加而增长（P<0.05）；第二轮中，重度践踏下的 F_0 最高，为对照的 1.375 倍；而在第三轮，轻度践踏下的 F_0 最高（P<0.01）（图 2：a），达到对照的 2.003 倍。黄绿型泥炭藓轻度、中度下的 F_0 始终高于对照与重度，其差值随践踏轮次而增大；第二轮时，重度明显低于其它践踏强度（P<0.01）；第三轮次，重度践踏恢复至与对照同一水平（图 2：b）。

红型泥炭藓的 F_v/F_m 在践踏第一轮，显著低于二、三轮（P<0.01）；轻度践踏的 F_v/F_m 在第三轮时显著低于对照（P<0.01），为对照的 97.9%（图 2：c）。黄绿型中位泥炭藓对照与轻度践踏的 F_v/F_m 在第二轮达到稳定，中度与重度则呈现先升高后降低的走向（图 2：d）。



注：**CK**. 对照；**LT**. 轻度践踏；**MT**. 中度践踏；**ST**. 重度践踏。不同小写字母表示同类型中位泥炭藓同一践踏轮次，不同践踏强度之间差异显著(P<0.05)；不同大写字母表示同类型中位泥炭藓同一践踏强度，不同践踏轮次之间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: **CK**. Control; **LT**. Lightly trampling; **MT**. Moderately trampling; **ST**. Severely trampling. Different small letters indicated significant difference among different trampling intensities with the same type *Sphagnum magellanicum* of the same rounds (P<

0.05). Different capital letters indicated significant difference among different trampling rounds with the same type *Sphagnum magellanicum* of the same intensities (P<0.05). The same below.

图 2 践踏胁迫对红型、黄绿型中位泥炭藓 F_0 和 F_v/F_m 的影响

Fig.2 Effects of trampling on F_0 and F_v/F_m in red and yellow-green *Sphagnum magellanicum*

2.3 践踏胁迫对中位泥炭藓 *Y*（II）、*Y*（*NPQ*）和 *Y*（*NO*）的影响

红型泥炭藓的 *Y*（II）在轻度践踏下逐渐减小（P<0.01）；践踏第二轮，*Y*（II）随践踏强度增强，呈现出由高到低的变化趋势；践踏第三轮，践踏组与对照组差异性更为明显（P<0.01）（图 3：a）。黄绿型泥炭藓的 *Y*（II）在重度践踏不断下降；践踏第二轮次，重度践踏下的 *Y*（II）显著高于其它处理；践踏第三轮次，轻度下的 *Y*（II）达到最低值（图 3：b）。

红型泥炭藓 *Y*（*NPQ*）不同强度之间，第一轮次内无显著差异性，第二轮次随践踏强度增大而增大，第三轮次的处理组显著高于对照（P<0.01）（图 3：c）。黄绿型泥炭藓 *Y*（*NPQ*）一、三轮次趋势和红型相似，但是第二轮次与其相反，随践踏强度增大而减小（图 3：d）。

红型、黄绿型泥炭藓第一轮的 *Y*（*NO*）践踏组有高于对照的趋势；第三轮时，红型各处理间无显著差异；黄绿型的践踏组低于对照组，与对照差异性显著(P<0.01)（图 3：e，f），分别是对照的 95.2%、92.6%、93.1%。

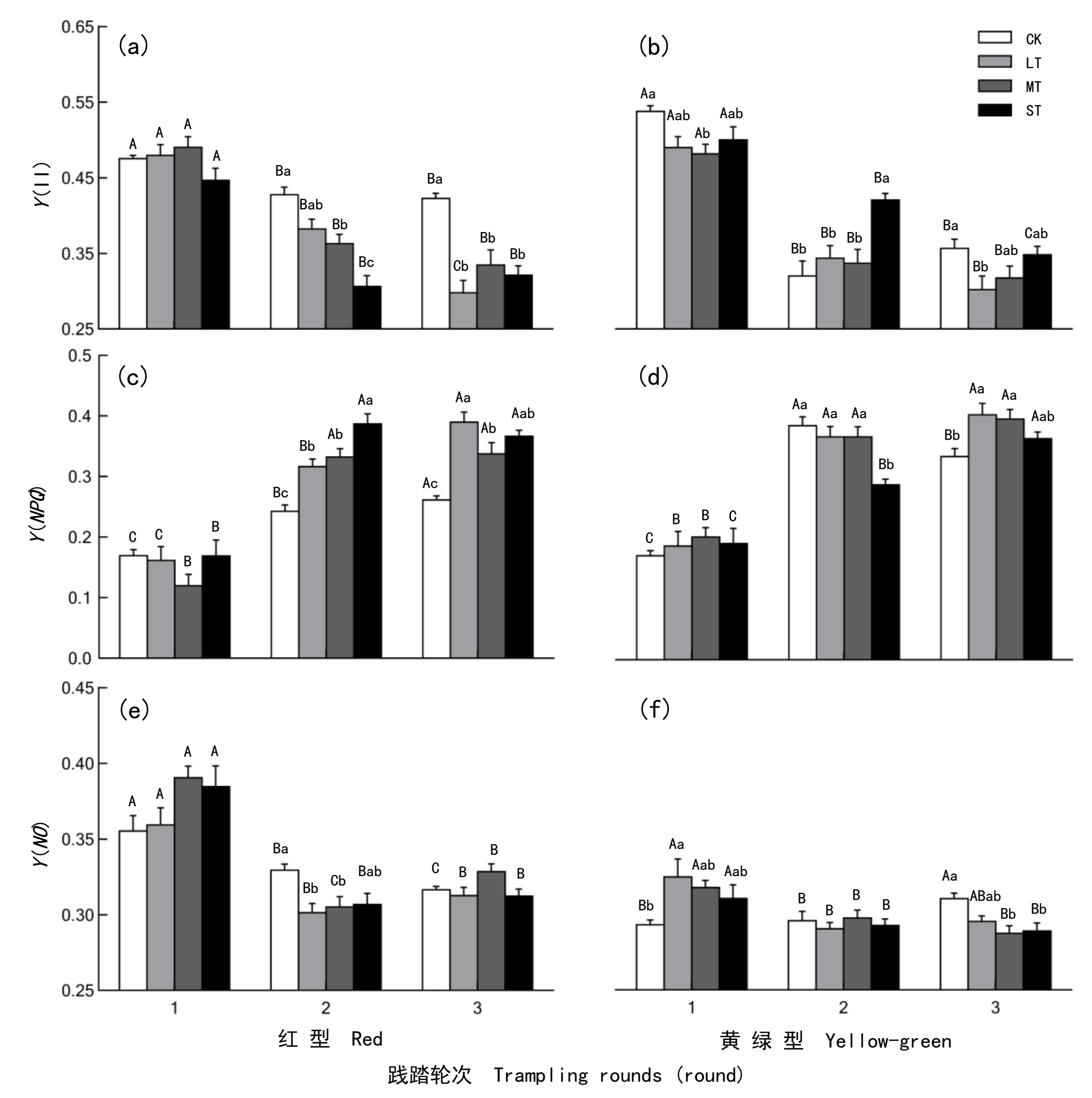


图 3 践踏胁迫对红型、黄绿型中位泥炭藓 *Y*（II）、*Y*（*NPQ*）和 *Y*（*NO*）的影响

Fig.3 Effects of trampling on *Y*（II）, *Y*（*NPQ*） and *Y*（*NO*） in red and yellow-green *Sphagnum magellanicum*

2.4　践踏胁迫对中位泥炭藓 *ETR* 和 *NPQ* 的影响

红型泥炭藓的 *ETR* 在一轮践踏中，各处理间差异性不大；二轮践踏时，随强度增大而减小，中度、重度践踏下的 *ETR* 与对照差异性显著（P<0.01），分别为对照的 84.8%、71.7%；第三轮时，践踏组的 *ETR* 显著低于对照组（P<0.01）（图 4：a），分别为对照的 70.5%、79.2%、76.1%。黄绿型泥炭藓 *ETR* 在践踏第一轮次，践踏组均小于对照；第二轮次重度践踏显著大于对照组（P<0.01）；第三轮，除轻度践踏外，其它处理间无显著差异性（图 4：b）。

红型、黄绿型泥炭藓 *NPQ* 在践踏第一轮无显著差异性，第三轮践踏组大于对照；第二轮红型泥炭藓 *NPQ* 随践踏强度增大而增大；而黄绿型随践踏强度增大而减小，重度践踏明显低于其它践踏强度（P<0.01）（图 4：c，d）。

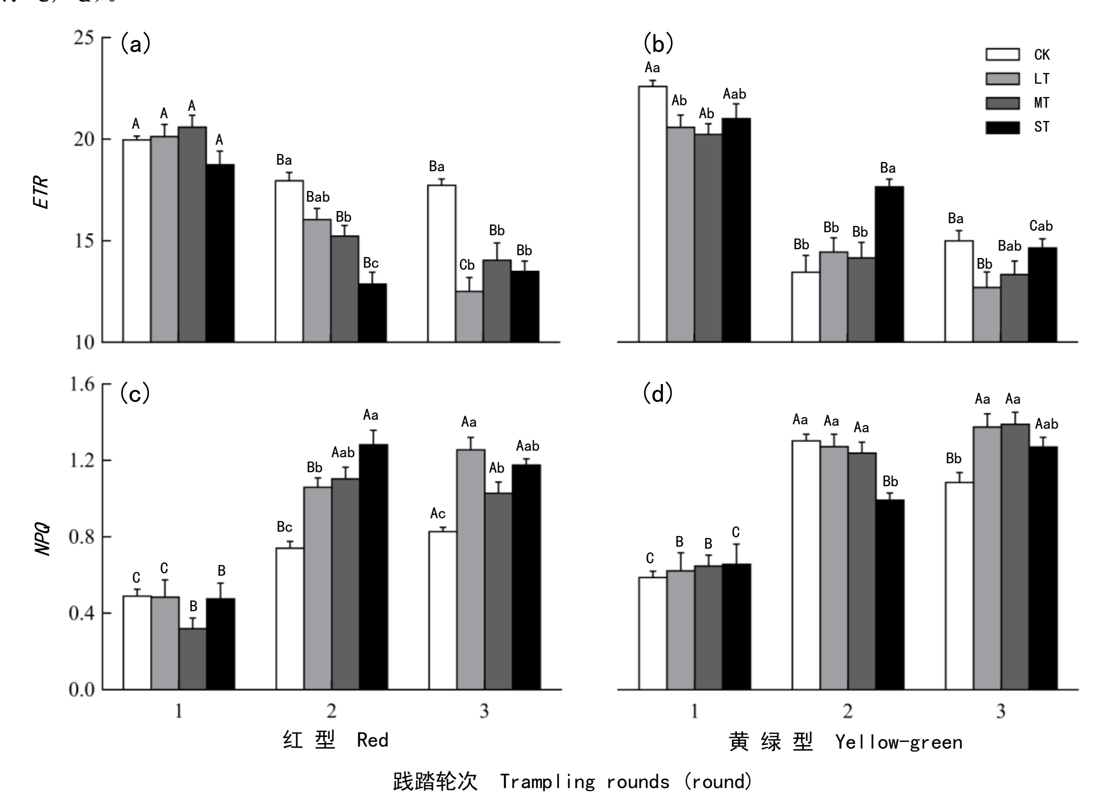


图 4　践踏胁迫对红型、黄绿型中位泥炭藓 *ETR* 和 *NPQ* 的影响

Fig.4 Effects of trampling on *ETR* and *NPQ* in red and yellow-green *Sphagnum magellanicum*

3　讨论

3.1　践踏胁迫与叶绿素荧光的关系

初始荧光（F_0）的大小对植物的受损状况具有表征作用（Honorato Júnior et al., 2015）。两类泥炭藓对照组的 F_0 在前两轮践踏中具有波动性，这与采样时间为冬季，植物受到了低温胁迫（Brüggemann , 1992）有关。尽管进行了室内恢复，但长白山冬季较为严寒，泥炭藓的光合器官仍有一定的损伤。两类泥炭藓轻度践踏下的 F_0 在一轮践踏时与对照无显著差异性，践踏结束时却显著高于对照，表明践踏对泥炭藓产生了胁迫累积效应，从而导致植物的类囊体膜或光合色素受到破坏（Liu et al., 2004），限制了植物的光合作用。这与我们践踏胁迫会导致 F_0 增大的假设相一致。践踏结束后，两类泥炭藓轻度践踏的 F_0 显著高于重度，可能是由于胁迫达到一定强度时，可以诱导植物体内的保护酶产生更强的活性，从而减轻植物受到的损伤。

PSII 实际光量子产量[*Y*（II）]、调节性能量耗散的量子产量[*Y*（*NPQ*）]、非调节性能量耗散的量子产量[*Y*（*NO*）]是 PSII 反应中心消耗光量子的主要途径（高桂青等，2018）。向芬等（2014）发现吉首蒲儿根受到胁迫，导致 *Y*（II）减小时，*Y*（*NPQ*）会相应增大，当植物的调节性保护机制被突破时，植物会启动

非调节性机制进行自我保护。我们发现，两类中位泥炭藓受到践踏胁迫时，*Y*（*NPQ*）与 *Y*（II）的变化情况符合吉首蒲儿根的变化规律。践踏结束时，践踏组的 *Y*（*NO*）与对照组差别不大，表明践踏胁迫未对两类中位泥炭藓造成不可逆伤害。这可能是由于不同轮次之间的践踏间歇期为植物启动自身调节修复机制，提供了缓冲时间（马红彬，2008）。

机械损伤除了会削弱 PSII 实际光量子产量[*Y*（II）]，还会破坏电子传输途径，使得过剩电子泄漏形成活性氧（ROS）（Bown & Macgregor , 2002），加剧植物光合机构损伤。轻度践踏下，红型泥炭藓的 *ETR* 随践踏轮次增多，不断下降，表明践踏对红型泥炭藓的电子传递速率产生了抑制效应。玉米黄质介导的能量猝灭是植物的一种自我保护措施（Golan et al., 2010），当践踏胁迫对植物产生不利影响，*ETR* 降低时，*NPQ* 的值相应增大，热耗散会增多，以此维持光合电子调节速率的稳定性（帕提古力等，2014）。我们的研究表明，红型和黄绿型中位泥炭藓，可以通过 PSII 中的类胡萝卜素、超氧化物歧化酶和抗坏血酸构成的能量猝灭系统，将有害的 ROS 进行无害处理（Proctor & Bates , 2018; Ralph et al., 2005），以此降低自身损伤。

3.2　不同生态型泥炭藓叶绿素荧光差异性

黄绿型中位泥炭藓多生活在遮阴的栖息地，红型则多在开阔地生长。Bonnett et al.（2010）发现，遮阴处的苔藓往往比开阔地的物种有更大的叶绿素浓度。叶绿素浓度是反映植物光合能力的一个重要指标，对生物量的积累具有调控性作用（杜祥备等，2019）。本研究虽然没有直接测定叶绿素含量，但初始荧光（F_0）对于叶绿素含量具有很好的指示作用（Honorato Júnior et al., 2015）。我们发现，在同一践踏条件下，黄绿型泥炭藓的 F_0 始终高于红型泥炭藓，表明黄绿型中位泥炭藓比红型中位泥炭藓有更高的叶绿素浓度。这与上述 Bonnett et al.（2010）的发现相一致。

践踏结束后，践踏组黄绿型的 F_v/F_m 与对照无显著差异性，而红型略有下降；践踏组红型的 *Y*（II）与对照相比明显下降，黄绿型的只有轻度践踏下略有下降。这表明黄绿型中位泥炭藓相比于红型中位泥炭藓有更高的践踏耐受性。这可能是由于黄绿型泥炭藓在受到践踏胁迫时，仍然可以有较多未受损的叶绿素使得其可以维持正常的光合作用，从而表现出较强的践踏耐受性。

类胡萝卜素（叶黄素加胡萝卜素）也是一种光合色素，主要负责在细胞内吸收剩余光能，淬灭活性氧，从而防止膜脂过氧化（尹海龙和田长彦, 2013）。践踏结束时，红型泥炭藓践踏组的 *Y*（*NPQ*）、*NPQ* 相比于绿型，要明显高于其自身对照，表明开阔地的红型泥炭藓比遮阴处的黄绿型泥炭藓有更高的类胡萝卜素比例，可以更好的耗散多余光能。这与 Marschall et al.（2004）的发现相一致。有证据显示，开阔地苔藓的 *NPQ* 光保护功能，不仅超过遮阴处的苔藓，还远远超过大多数维管植物（Proctor & Smirnoff , 2011）。

以上研究均表明，以红型中位泥炭藓为代表的开阔地植物的主要生理需求可能是光保护而不是能量捕获，而黄绿型中位泥炭藓为代表的遮阴植物因具有更多完好的叶绿体而具有更强的践踏耐受性。此外，Laine et al.（2011）发现生长在开阔地的红型泥炭藓长期遭受强光抑制效应，往往具有比遮阴处的绿型泥炭藓更低的光合作用效率；Manninen et al.（2011）发现，黄绿型的尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)比红型的有更强的氮胁迫耐受力。我们推断，在面临外来环境胁迫时，叶绿素浓度高的黄绿型泥炭藓往往比开阔地的红型泥炭藓具有更强的胁迫耐受性。

短期的践踏尽管仅主要造成红型中位泥炭藓的光合效率下降，而从长远来看，践踏胁迫可以降低苔藓周围维管植物生物量（Takala et al., 2012），这即使对于相对耐践踏的黄绿型中位泥炭藓来说，也容易使其因暴露在阳光下失水，从而使得光合作用受到抑制（Laing , 2014）。Gerdol et al.（1994）发现叶绿素在秋季生长季末期，分解速度会加快，从而会降低植物的光合作用。因此，加强对湿地参观人流量的控制，尤其是在干旱时期或秋季之后，对于湿地泥炭藓地被的保护是尤为重要的。

4　结论

虽然室内模拟与野外实际人为践踏尚有一定的差别，但因其可以很好地避免气候等不定因素的干扰，仍能很好地反映出泥炭藓的胁迫耐受性差异。研究发现（1）尽管植物有自身调节机制，但随着践踏轮次

增多，植物光合作用仍会受到一定损伤，即使是轻度践踏也会对植物造成胁迫累积效应；（2）林缘生境下叶绿素浓度较高的黄绿型中位泥炭藓相较于开阔地的红型中位泥炭藓有更强的践踏胁迫耐受性。湿地保护与管理中，应减少游人践踏干扰，尤其要严格控制开阔地生境的游人进入。

参考文献:

BARROS A, GONNET J, PICKERING C, 2013. Impacts of informal trails on vegetation and soils in the highest protected area in the Southern Hemisphere [J]. J Environ Manag, 127(18):50-60.

BONNETT SAF, FREEMAN OC, 2010. Short-term effect of deep shade and enhanced nitrogen supply on Sphagnum capillifolium morphophysiology [J]. Plant Ecol, 207(2):347-358.

BOWN AW, MACGREGOR KB, 2002. Insect footsteps on leaves stimulate the accumulation of 4-aminobutyrate and can be visualized through increased chlorophyll fluorescence and superoxide production [J]. Plant Physiol, 129(4):1430-1434.

BRÜGGEMANN W, 1992. Low-temperature limitations of photosynthesis in three tropical *Vigna* species: A chlorophyll fluorescence study [J]. Photosynth Res, 34(2):301-310.

DU XB, WANG JB, LIU XP, et al., 2019. Effects of nitrogen fertilizer reduction management on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of sweetpotato [J]. Chin J Appl Ecol, 30(4): 1253-1260. [杜祥备, 王家宝，刘小平，等, 2019. 减氮运筹对甘薯光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 应用生态学报, 30(04):1253-1260.]

GAO GQ, LU SH, LU NZ, et al., 2018. Light-response of PS II fluorescence parameters on Vallisneria natans and Potamogeton malaianus to various water depths in Poyang Lake [J]. Guihaia, 38(12): 1626-1634. [高桂青, 吕顺华，吕念泽，等, 2018. 鄱阳湖苦草及马来眼子菜 PSII荧光参数对水深变化的光响应[J]. 广西植物, 38(12):1626-1634.]

GAO GQ, WANG XL, LU L, et al., 2019. Effect of water Cu pollution on growth and chlorophyll characteristics of Vallisneria natans [J]. Guihaia, 39(2): 209-217. [高桂青，王香莲，卢龙，等, 2019. 水体铜污染对苦草生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. 广西植物, 39(2): 209-217.]

GERDOL R, POLI BF, 1994. The Vertical Pattern of Pigment Concentrations in Chloroplasts of *Sphagnum capillifolium* [J]. Bryologist, 97(2):158-161.

GERDOL R, VICENTINI R, 2011. Response to heat stress of populations of two *Sphagnum* species from alpine bogs at different altitudes [J]. Environ Exp Bot, 74:22-30.

GOLAN T, MÜLLER-MOULÉ P, NIYOGI KK, 2010. Photoprotection mutants of *Arabidopsis thalian* a acclimate to high light by increasing photosynthesis and specific antioxidants [J]. Plant Cell Environ, 29(5): 879–887.

GRANATH G, STRENGBOM J, BREEUWER A, et al., 2009. Photosynthetic performance in *Sphagnum* transplanted along a latitudinal nitrogen deposition gradient [J]. Oecologia, 159(4):705-715.

GUO H, 2007. Forest landscape pattern and ecological planning in Changbai Mountain area – taken Baihe Forestry Bureau as example [D]. Harbin: Northeast Forestry University: 16. **[**郭红, 2007. 长白山地区森林景观格局与生态规划研究——以白河林业局为例[D]. 哈尔滨：东北林业大学:16.]

HONORATO JÚNIOR J, ZAMBOLIM L, AUCIQUE-PÉREZ CE, et al., 2015. Photosynthetic and antioxidative alterations in coffee leaves caused by epoxiconazole and pyraclostrobin sprays and Hemileia vastatrix infection [J]. Pestic Biochem Physiol, 123:31-39.

HOOIJMAIJERS CAM, 2008. Desiccation tolerance in red and green gametophytes of *Jamesoniella colorata* in relation to photoprotection [J]. Planta, 227(6):1301-1310.

LAINE AM, EHONEN S, JUUROLA E, et al., 2015. Performance of late succession species along a

chronosequence: Environment does not exclude, *Sphagnum fuscum*, from the early stages of mire development [J]. J Veg Sci, 26(2):291-301.
LAINE AM, JUUROLA E, HÁJEK T, et al., 2011. *Sphagnum* growth and ecophysiology during mire succession [J]. Oecologia, 167(4):1115-1125.
LAING CG, 2014. Tradeoffs and scaling of functional traits in *Sphagnum* as drivers of carbon cycling in peatlands [J]. Oikos, 123(7):817–828.
LIU Y, LI Z, CAO T, et al., 2004. The influence of high temperature on cell damage and shoot survival rates of *Plagiomnium acutum* [J]. Transac British Bryolog Soc, 26(4): 265-271.
MA HB, XIE YZ, 2008. Study on plant compensatory growth under different grazing ways in desert steppe [J]. Acta Agric Boreal-Occidental Sin, 17(1):211-215. [马红彬，谢应忠, 2008. 不同放牧方式下荒漠草原植物补偿性生长研究[J]. 西北农业学报, 17(1):211-215.]
MAMAT P, BAKE B, KURBAN H, 2014. Influence of dust stress on the photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pistacia vera* L. [J]. Acta Ecol Sin, 34(22): 6450-6459. [帕提古力 麦麦提，巴特尔 巴克，海利力 库尔班, 2014. 沙尘胁迫对阿月浑子光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 34(22):6450-6459.]
MANNINEN S, WOODS C, LEITH ID, et al., 2011. Physiological and morphological effects of long-term ammonium or nitrate deposition on the green and red (shade and open grown) *Sphagnum capillifolium* [J]. Environ Exp Bot, 72(2):140-148.
MARSCHALL M, PROCTOR MCF, 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids [J]. Ann Bot, 94(4):593-603.
MCNEIL P, WADDINGTON JM, 2003. Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO_2 exchange on a cutover bog [J]. J Appl Ecol, 40(2):354-367.
PERTIERRA LR, LARA F, TEJEDO P, et al., 2013. Rapid denudation processes in cryptogamic communities from Maritime Antarctica subjected to human trampling [J]. Antarct Sci, 25(2):318-328.
PESCOTT OL, STEWART GB, 2014. Assessing the impact of human trampling on vegetation: a systematic review and meta-analysis of experimental evidence [J]. PeerJ, 2:e360.
PROCTOR MCF, BATES JW, 2018. Chlorophyll-fluorescence measurements in bryophytes: evidence for three main types of light-curve response [J]. J Bryol, 40(1950):1-11.
PROCTOR MCF, SMIRNOFF N, 2011. Ecophysiology of photosynthesis in bryophytes: major roles for oxygen photoreduction and non-photochemical quenching? [J]. Physiol Plant, 141(2):130-140.
PROCTOR MCF, SMIRNOFF N, 2015. Photoprotection in bryophytes: Rate and extent of dark relaxation of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence [J]. J Bryol, 37(3):171-177.
RALPH PJ, MACINNIS-NG CMO, FRANKART C, 2005. Fluorescence imaging application: effect of leaf age on seagrass photokinetics [J]. Aquat Bot, 81(1):69-84.
TAKALA T, TAHVANAINEN T, KOUKI J, 2012. Can re-establishment of cattle grazing restore bryophyte diversity in abandoned mesic semi-natural grasslands? [J]. Biodivers Conserv, 21(4):981-992.
XIANG F, ZHOU Q, TIAN XR, et al., 2014. Leaf morphology and PSII chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Sinosenecio jishouensis* in different habitats [J]. Acta Ecol Sin, 34(2): 337-344. [向芬，周强，田向荣，等, 2014. 不同生境吉首蒲儿根叶片形态和叶绿素荧光特征的比较[J]. 生态学报, 34(2):337-344.]
YIN HL, TIAN CY, 2013. Effects of nitrogen regulation on photosystem II chlorophyll fluorescence characteristics of functional leaves in sugar beet (*Beta vulgaris*) under salt environment [J]. Chin J Plant Ecol, 37(2):122-131. [尹海龙，田长彦, 2013. 氮调控对盐环境下甜菜功能叶光系统II荧光特性的影响[J]. 植物生态学报, 37(2):122-131]
ZHOU C, 2004. Study on divergent adaptative characteristics and evolutional mechanism of two ecotypes *Leymus*

Chinensis in northeastern plain in China [D]. Changchun: Northeast Normal University: 49. [周婵, 2004. 东北草原两个生态型羊草趋异适应特性及其进化机理的研究[D]. 长春：东北师范大学: 49.]